喀斯特地区三种人工林土壤微生物群落结构特征

张彧娜[1]，周晓果[1, 2]，温远光[1, 2,3*]，朱宏光[1, 3]，王磊[1]，邵文哲[1]，陈秋海[1]

（1. 广西大学 林学院 广西森林生态与保育重点实验室，南宁 530004；2. 广西科学院生态产业研究院，南宁 530007；3. 广西友谊关森林生态系统定位观测研究站，广西 凭祥 532600）

摘要：为揭示不同人工植被修复模式对喀斯特土壤微生物群落的影响，采用氯仿熏蒸提取法和磷脂脂肪酸法（phospholipids fatty acid，PLFA）研究人工构建的降香黄檀（*Dalbergia odorifera*）纯林（PDOP）、顶果木（*Acrocarpus fraxinifolius*）纯林（PAFP）、顶果木×降香黄檀混交林（MADP）对土壤微生物生物量及土壤微生物群落结构的影响。结果表明：PDOP 的土壤微生物生物量碳（MBC）和微生物生物量氮（MBN）含量显著高于 PAFP 和 MADP，PAFP 显著高于 MADP。三种人工林土壤真菌、丛枝菌根真菌和总 PLFA 含量无显著差异，但 PDOP 土壤细菌、放线菌、丛枝菌根真菌和总 PLFA 含量均高于 PAFP 和 MADP，PAFP 高于 MADP。PDOP 的土壤细菌、革兰氏阳性菌、革兰氏阴性菌、放线菌的 PLFA 含量显著高于 MADP。MADP 的真菌细菌比显著高于 PDOP，但与 PAFP 无显著差异。冗余分析表明，土壤阳离子交换量、pH 和 C∶N 是影响土壤微生物群落组成的最主要影响因子。从三种人工林的土壤微生物生物量及微生物群落结构来看，在喀斯特地区 MADP 并未显示出酸性土地区混交林提高土壤微生物生物量、改善土壤微生物群落结构的优势，但混交林的真菌细菌比最高，更有利于提高土壤生态系统的稳定性。

关键词：喀斯特，植被修复，固氮树种，土壤微生物生物量，土壤微生物群落

中图分类号：Q948　　　　　　**文献标识码：**A

Characteristics of soil microbial community structure of three plantations in a karst region

ZHANG Yuna[1], ZHOU Xiaoguo[1,2], WEN Yuanguang[1,2,3*], ZHU Hongguang[1, 3], WANG Lei[1], SHAO Wenzhe[1], CHEN Qiuhai[1]

(1. *Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation*, *College of Forestry*, *Guangxi University*, Nanning 530004, Guangxi, China; 2. *Institute of Ecological Industry*, *Guangxi Academy of Sciences*, Nanning 530007, Guangxi, China; 3. *Guangxi Youyiguan Forest Ecosystem Research Station*, Pingxiang 532600, Guangxi, China)

Abstract: In order to reveal the effects of different vegetation restoration modes on soil microbial

---

基金项目：国家自然科学基金（31860171，31560201）；广西重点研发计划项目（2018AB40007）；中国博士后科学基金项目（2019M663409）；广西自然科学基金项目（2017GXNSFAA198114）；广西高等学校重大科研项目（201201ZD001）；广西森林生态与保育重点实验室开放课题（QZKFKT2019-01）；广西林业厅（桂林科字[2009]第八号）科研项目 [Supported by the National Natural Science Foundation of China (31860171, 31560201); Key Science and Technology Program of Guangxi (2018AB40007); China Postdoctoral Science Foundation (2019M663409); Natural Science Foundation of Guangxi (2017GXNSFAA198114); Major Scientific Research Program of Guangxi Colleges and Universities (201201ZD001); Open Foundation of Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation（QZKFKT2019-01); Scientific Research Program of Guangxi Forestry Department ([2009] No. 8)]。

作者简介：张彧娜（1994-），硕士研究生，研究方向为森林生态学，（E-mail）1643287775@qq.com。

*通信作者：温远光，博士，二级教授，研究方向为森林生态学，（E-mail）wenyg@263.net。

communities in karst areas, this study took pure *Dalbergia odorifera* plantation (PDOP), pure *Acrocarpus fraxinifolius* plantation (PAFP) and their mixed plantation (MADP) as research subjects. The soil microbial biomass and microbial community structure of different plantations were analyzed by chloroform fumigation extraction method and phospholipids fatty acid (PLFA) method. The results were as follows: The soil microbial biomass carbon (MBC) and microbial biomass nitrogen (MBN) contents of PDOP were significantly higher than those of PAFP and MADP, and that of PAFP was significantly higher than that of the MADP. The contents of soil fungi, arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and total PLFA were not significantly different among the three plantations, but the contents of soil bacteria, actinomycetes, AMF and total PLFA in PDOP were higher than those in PAFP and MADP, and those in the PAFP were higher than those in MADP. The PLFA contents of bacteria, gram-positive bacteria, gram-negative bacteria and actinomycetes in PDOP were significantly higher than those in MADP. The ratio of fungi to bacteria in MADP was significantly higher than that in PDOP, but there were no significant differences between MADP and PAFP. Redundancy analysis showed that soil cation exchange capacity, pH, and C：N were the most important factors affecting the functional group composition of soil microbial community. From the perspective of soil microbial biomass and microbial community structure of the three plantations, MADP in karst area did not show the advantage of mixed forest in acid soil region to improve soil microbial community structure. However, the ratio of fungi to bacteria in the mixed plantation is the highest, which is more conducive to improving the stability of soil ecosystem.

Key words: karst, vegetation restoration, nitrogen-fixing tree species, soil microbial biomass, soil microbial community

喀斯特峰丛洼地是我国西南山区面积最大、最典型的喀斯特类型，由于喀斯特植被生态系统的脆弱性和人类的长期干扰，我国西南喀斯特森林植被大面积消失（Qi et al., 2013; Jiang et al., 2014），导致严重的环境退化和生态灾难（喻理飞等，2002；李先琨等，2008；Wei et al., 2011）。西南石漠化已成为我国植被恢复和生态重建的重点和难点地区（袁道先，2005；贺庆棠和陆佩玲，2006），石漠化生态修复成为国家的重大战略需求（Guan & Fan, 2020）。20世纪 90 年代末以来，我国实施了多项生态修复工程，喀斯特地区大部分严重退化土地得到了生态修复（Li et al., 2018）。然而，有证据表明，由于缺乏对恢复生态系统关键过程和机理的了解，许多修复项目失败或只取得有限的成功（Asmelash et al., 2016）。喀斯特植被修复成败与树种、林分类型、立地生态环境密切相关。我国早期喀斯特地区植被恢复策略主要是封山育林、以先锋种造林驱动生态系统恢复（温远光等，2015）。有研究表明，单一树种造林尤其是马尾松纯林的营造不利于土壤的恢复（卢晓强等，2015）。应用豆科植物作为驱动种恢复石漠化生态系统功能（如生物碳固持）可以取得快速、高效和显著的效果（温远光等，2015）。最近，有研究发现，自然恢复的灌丛对土壤质量的修复能力显著高于桉树、李、任豆人工林（Guan & Fan, 2020）。因此，在生态修复工程的实施中，选择合适的树种和林分类型才能获得较好的修复效应。

土壤微生物群落包括细菌、真菌、丛枝菌根真菌（arbuscular mycorrhizal fungi, AMF）和放线菌，在维持多种生态系统功能方面发挥着重要作用，是土壤健康和肥力的关键指标（Bardgett & van der Putten, 2014），也是评价退化生态系统植被恢复有效性的关键指标（Hu et al., 2020）。研究表明，土壤微生物群落的丰度、组成和结构受土壤 pH、基质数量和质量、土壤温度和水分、植物多样性和组成等多种非生物和生物因素的影响（Prescott & Grayston, 2013; Liang et al., 2015）。由于管理方式、小气候、物种组成、根系数量和质量等方面的差异，不同修复策略对土壤微生物群落特征的影响可能不同（He et al., 2008; Fan et al., 2019）。

在喀斯特区域，Li et al.（2018）研究发现，退耕后，香椿人工林、桂牧 1 号杂交象草、任豆套种桂牧 1 号杂交象草三种修复模式土壤微生物群落及其功能群的丰度和真菌细菌比值均显著增加，土壤有机碳是调节土壤微生物群落及其功能群丰度变化的主要因素。Fan et al.（2019）分析了自然恢复和人工修复条件下喀斯特和非喀斯特环境中微生物的多样性和组成，发现土壤微生物多样性差异不显著，但与地质条件和树种相关的微生物群落差异显著。Hu et al.（2020）报道，自然植被恢复中较为丰富的植物物种多样性可能对 AMF 群落丰度起重要作用，自然植被恢复在短期内维持多种生态系统功能方面可能优于人工植被恢复。这些研究表明，了解不同修复模式下的土壤微生物群落结构，可以为研究退化土地恢复策略的有效性提供依据。有研究表明，在酸性土地区，人工纯林与混交林植被修复对土壤微生物的影响存在明显差异，树种混交可以增加和改善凋落物的数量和质量（Santos et al., 2018），改善土壤微生物群落组成和结构（Pereira et al., 2019），增强土壤养分转化速率和土壤酶活性（Fan et al., 2019；Yao et al., 2019），进而提高林分的质量和效益（You et al., 2018）。但对喀斯特峰丛洼地人工纯林和混交林植被修复对土壤微生物群落的影响研究相对缺乏。本研究以三种人工植被修复类型：降香黄檀纯林（pure *Dalbergia odorifera* plantations, PDOP）、顶果木纯林（pure *Acrocarpus fraxinifolius* plantations, PAFP）和顶果木×降香黄檀混交林（mixed *Acrocarpus fraxinifolius* and *Dalbergia odorifera* plantations, MADP）为研究对象，采用氯仿熏蒸提取法和磷脂脂肪酸法研究不同人工植被修复类型对土壤微生物生物量和微生物群落的影响，为深入认识喀斯特峰丛洼地人工纯林和混交林土壤微生物的生态功能修复效应提供理论基础，为喀斯特峰丛洼地人工植被修复中的树种和林分类型选择提供科学建议。

1 材料与方法

1.1 研究区和林分概况

研究区位于广西壮族自治区马山县，境内喀斯特地貌发育，喀斯特土地面积占马山县国土面积的 68.89%，其中石漠化面积占土地总面积的 15.08%，其中重度石漠化面积占 82.02%，是广西石漠化最严重的地区之一（马一琳，2015），也是国家石漠化综合治理试点县（温远光等，2015）。该地区属于南亚热带季风气候区，光照充足，雨量充沛，年平均降水量为 1 667.1 mm，主要集中在 4—9 月，年蒸发量为 1 400~1 800 mm；相对湿度 76%。年平均气温为 21.3 ℃，最高温度 38.9 ℃，最低温度-0.7 ℃，≥10 ℃的活动积温为 7 126 ℃，平均无霜期为 343 d。该地区土壤主要由碳酸盐岩发育而成的石灰土，土层浅薄，基岩裸露程度大。马山县喀斯特地区的原生植被属于南亚热带常绿落叶阔叶混交林，受人类活动的影响，大多开荒种植玉米。2000 年后，按照国家要求实施退耕还林（温远光等，2013）。

试验地位于马山县白山镇民族村弄着屯（108°22′ E，23°69′ N），是 2011 年由广西大学林学院营建的喀斯特植被修复试验林，试验林总面积约 66 hm^2，采用随机区组试验设计，设置 5 个区组，每个区组随机设置 3 种林分，即降香黄檀纯林（PDOP）、顶果木纯林（PAFP）、顶果木×降香黄檀混交林（MADP），每个区组每种林分面积 3~4 hm^2。2011 年春季，采用人工挖穴整地的方式清理林地，植苗前，在各区组各林分的代表性地段，选择坡度、坡向相同或相近的典型区域，分别设置 1 个 20 m × 20 m 的固定样地，采集土壤样品进行土壤理化性质的本底调查。本研究共有固定样地 15 个，即 3 种林分，每种林分 5 个重复。在进行土壤理化性质的本底调查时，首先在每个样地随机选定 3 个采样点，采用 100 cm^3 环刀取 0~10 cm 土层的土样，用于土壤物理性质的测定。其次，采用内径 5 cm 的原状取土钻随机钻取 9 个采样点 0~10 cm 土层的土样，去除植物根系及石砾，将 9 个采样点的土壤充分混合为 1 个混合土样，过 2 mm 孔径筛，将样品分为 2 份，一份风干用于测定土壤理化性质，一份保存于 4 ℃冰箱用于土壤铵态氮、硝态氮含量的测定。各林分固定样地土壤本底理化性质见表 1，从土壤理化性质的方差分析来看，各林分土壤理化性质本底值均无显著差异（P>0.05）。

表 1 试验林样地土壤理化性质本底值

Table 1 Background values of soil physicochemical properties in different plantations

变量 Variable	PAFP	MADP	PDOP
SWC (%)	39.14±5.70a	37.78±6.53a	35.92±8.03a
SBD (g cm^{-3})	1.21±0.16a	1.16±0.16a	1.15±0.13a
pH	7.43±0.46a	7.07±0.49a	7.33±0.49a
SOC (g kg^{-1})	25.65±3.45a	25.17±4.03a	26.47±4.76a
TN (g kg^{-1})	2.05±0.39a	2.08±0.65a	1.95±0.65a
TP (g kg^{-1})	1.09±0.28a	1.00±0.37a	0.98±0.36a
TK (g kg^{-1})	9.98±3.91a	9.97±3.47a	9.05±2.80a
NO_3^--N (mg kg^{-1})	4.46±0.85a	4.35±0.51a	4.28±0.75a
NH_4^+-N (mg kg^{-1})	24.25±2.83a	23.57±2.42a	23.41±3.61a
AP (mg kg^{-1})	10.45±3.29a	10.64±3.58a	10.08±4.03
AK (mg kg^{-1})	60.98±17.91a	61.97±13.47a	60.52±13.80a
CEC (cmol kg^{-1})	21.46±2.21a	21.90±3.29a	21.10±1.51a
ECa (cmol kg^{-1})	20.51±3.99a	19.24±4.01a	19.09±4.91a
EMg (cmol kg^{-1})	5.45±1.68a	5.38±0.86a	5.85±1.06a

注：**SWC**. 土壤含水量；**SBD**. 土壤容重；**pH**. 土壤酸碱度；**SOC**. 土壤有机碳；**TN**. 全氮；**TP**. 全磷；**TK**. 全钾；**NO_3^--N**. 硝态氮；**NH_4^+-N**. 铵态氮；**AP**. 速效磷；**AK**. 速效钾；**CEC**. 阳离子交换量；**ECa**. 交换性钙；**EMg**. 交换性镁；**PAFP**. 顶果木纯林；**MADP**. 顶果木×降香黄檀混交林；**PDOP**. 降香黄檀纯林。不同小写字母表示不同林分间差异显著（P<0.05）。下同。

Note: **SWC**. Soil water content; **SBD**. Soil bulk density; **pH**. Soil pH; **SOC**. Soil organic carbon; **TN**. Total nitrogen; **TP**. Total phosphorus; **TK**. Total potassium; **NO_3^--N**. Nitrate nitrogen; **NH_4^+-N**. Ammonium nitrogen; **AP**. Available phosphorus; **AK**. Available potassium; **CEC**. Cation exchange capacity; **ECa**. Exchangeable calcium; **EMg**. Exchangeable magnesium; **PAFP**. Pure *Acrocarpus fraxinifolius* plantation; **MADP**. Mixed *Acrocarpus fraxinifolius* and *Dalbergia odorifera* plantations; **PDOP**. Pure *Dalbergia odorifera* plantations. Different lowercase letters indicate significant differences among different plantations (P<0.05). The same below.

1.2 样地调查与土壤样品采集

2019 年 4 月，对各林分固定样地中的林木进行每木调查，测定胸径、树高和郁闭度，各林分乔木层群落概况见表 2，群落外面特征见图 1。采用与土壤本底调查相同的方法进行土壤样品采集，采用 100 cm^3 环刀取 0~10 cm 土层的土样，每个样地随机取 3 个点，用于土壤物理性质的测定；采用内径 5 cm 的原状取土钻随机钻取 9 个采样点 0~10 cm 土层的土样，去除植物根系及石砾，将 9 个采样点的土样充分混合为 1 个混合土样，过 2 mm 孔径筛，将样品分为 3 份，一份风干用于测定土壤理化性质，一份经冷冻干燥用于土壤微生物群落磷脂脂肪酸（phospholipid fatty acid, PLFA）分析，另一份保存于 4 ℃冰箱用于土壤微生物生物量碳、氮及铵态氮、硝态氮含量的测定。

表 2 不同林分乔木层群落概况

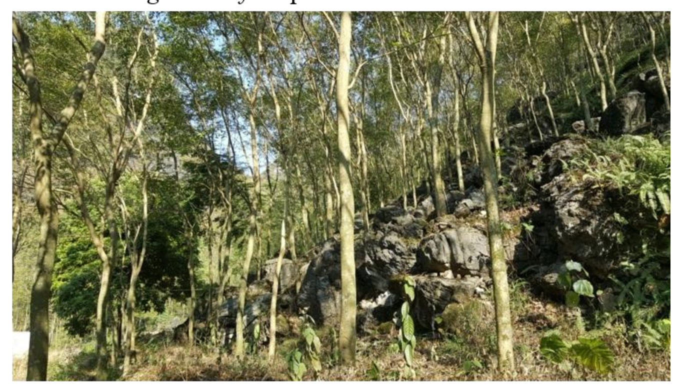
Table 2 Characteristics of tree layers in different plantations

林分 Stand	树种 Tree species	密度 Density (tree hm^{-2})	覆盖度 Coverage (%)	胸径 DBH (cm)	树高 Height (m)	胸高断面积 Basal area (m^2 hm^{-2})
PAFP	顶果木 *Acrocarpus fraxinifolius*	1 360±483.35a	55.42±4.52a	7.90±0.57a	9.36±2.05a	6.85±1.74a
PDOP	降香黄檀 *Dalbergia odorifera*	1 510±166.40a	61.58±6.35a	7.66±0.43a	7.74±1.87b	7.63±0.58a
MADP	顶果木和降香黄檀 *Acrocarpus fraxinifolius* & *Dalbergia odorifera*	1 710±171.94a	60.12±5.35a	7.60±0.80a	9.12±1.00a	8.18±1.90a
	顶果木 *Acrocarpus fraxinifolius*	1 100±251.87	—	7.50±1.90	9.81±1.83	5.15±0.94
	降香黄檀 *Dalbergia odorifera*	610±255.32	—	7.75±1.99	8.41±1.56	3.03±1.34

注：—表示混交林中单个树种的覆盖度未统计。

Note: — indicates the coverage of individual tree species in mixed plantations is not measured.

A 降香黄檀纯林
Pure *Dalbergia odorifera* plantation



B 顶果木纯林
Pure *Acrocarpus fraxinifolius* plantation



C 顶果木×降香黄檀混交林
Mixed *Acrocarpus fraxinifolius* and *Dalbergia odorifera* plantation



图 1 不同植被修复样地的外貌特征

Fig. 1 Photographs of the different vegetation restoration experiment plots

1.3 土壤理化性质的测定

参照《土壤农化分析》中的方法测定土壤理化性质（鲍士旦，2000）。采用环刀法测定土壤容重（soil bulk density, SBD）；采用重量法测定土壤含水量（soil water content, SWC）；采用水土比（2.5∶1）电位法测定土壤 pH 值；采用重铬酸钾容量法-外加热法测定土壤有机碳（soil organic carbon, SOC）；采用凯氏定氮法测定土壤全氮（total nitrogen, TN）；有效氮[铵态氮（ammonium nitrogen, NH_4^+-N）和硝态氮（nitrate nitrogen, NO_3^--N）]采用氯化钾溶液浸提法测定；采用酸溶-钼锑抗比色法测定土壤全磷（total phosphorus, TP）；采用双酸（HCl-H_2SO_4）浸提-钼锑抗比色法测定速效磷（available phosphorus, AP）；采用火焰光度法测定土壤全钾（total potassium, TK）；采用乙酸铵浸提法测定土壤速效钾（available potassium,

AK）；采用乙酸铵交换-原子吸收分光光度法测定土壤交换性钙（exchangeable calcium, ECa）、交换性镁(exchangeable magnesium, EMg)；采用乙酸钠-火焰光度法测定土壤阳离子交换量（cation exchange capacity, CEC）。

1.4 土壤微生物生物量碳、氮的测定

采用氯仿熏蒸提取法测定土壤微生物生物量碳（microbial biomass carbon, MBC）、土壤微生物生物量氮（microbial biomass nitrogen, MBN）（Brookes et al., 1982；Vance et al., 1987）。浸提的土壤上清液通过总有机碳（total organic carbon, TOC）分析仪测定微生物生物量碳、氮。MBC 和 MBN 的计算公式如下：

$$MBC=E_C/0.38;\quad MBN=E_N/0.45$$

式中：E_C 和 E_N 分别表示熏蒸与未熏蒸土壤的测定差值，0.38 和 0.45 表示转换系数。

1.5 土壤微生物群落组成的测定

采用磷脂脂肪酸法测定土壤微生物群落的组成（Frostegård et al., 1991）。采用 MIDI（Microbial Identification System）系统对土壤微生物类群进行提取和鉴定。用 $nmol·g^{-1}$ 干土作为单个 PLFA 含量的计量单位，以摩尔百分比（mol %）作为单个 PLFA 相对丰度的计量单位。本研究中选取 percent>1%的特征微生物进行分析。以 i14:0、a15:0、i15:0、i16:0、a17:0、i17:0 指示革兰氏阳性菌（gram-positive bacteria, GP），16:1ω7c、cy17:0、18:1ω5c、18:1ω7c、cy19:0 指示革兰氏阴性菌（gram-negative bacteria, GN），10Me16:0、10Me18:0 指示放线菌（actinomycetes, ACT），18:1ω9c、18:2ω6c 指示真菌（fungi, F），16:1ω5c 指示丛枝菌根真菌（arbuscular mycorrhizal fungi, AMF），16:0、18:0、i17:1ω9c、10Me 17:1ω7c 用于指示其他菌群（other）（Yan et al., 2020；Bai et al., 2020）。

1.6 数据统计分析

应用 SPSS 19.0 进行数据统计分析。采用单因素方差分析（one-way ANOVAs）检验不同林分土壤理化因子和土壤微生物指标的差异显著性，采用 LSD 法进行多重比较，显著性水平设置为 $P<0.05$。在 R3.5.1 的 vegan 软件包中，以土壤理化因子、微生物生物量为解释变量，采用冗余分析（redundancy analysis, RDA）及方差分解分析（variance partitioning analysis）确定影响土壤微生物群落变异的主要因子及其解释率。

2 结果与分析

2.1 不同人工林的土壤性质

研究发现，虽然三种人工林对土壤含水量（SWC）、土壤容重（SBD）、有机碳（SOC）、全氮（TN）、全磷（TP）、全钾（TK）、有效氮（AN）、速效磷（AP）、速效钾（AK）含量及碳磷比（C∶P）、氮磷比（N∶P）的影响没有显著差异，但其土壤 pH、碳氮比（C∶N）、阳离子交换量（CEC）、交换性钙（ECa）、交换性镁（EMg）、硝态氮（NO_3^--N）和铵态氮（NH_4^+-N）的含量存在显著差异（表 3）。MADP 的土壤 pH 显著低于 PAFP 和 PDOP（$P<0.05$），PAFP 与 PDOP 差异不显著（$P>0.05$）。MADP 的土壤 NH_4^+-N 则显著高于 PAFP 和 PDOP（$P<0.05$），PAFP 与 PDOP 差异不显著（$P>0.05$）；土壤 NO_3^--N 表现为 PDOP>PAFP>MADP，三林分间差异显著（$P<0.05$）。PDOP 的土壤 C∶N 显著高于 PAFP（$P<0.05$），与 MADP 差异不显著（$P>0.05$）。PDOP 的土壤 CEC 和 ECa 显著低于 PAFP 和 MADP（$P<0.05$），PAFP 与 MADP 差异不显著（$P>0.05$）；PAFP 的土壤 EMg 显著高于 MADP 和 PDOP，PDOP 显著高于 MADP（$P<0.05$）（表 3）。此外，在差异不显著的因子中，不同人工林也存在变化。PDOP 的土壤 SBD、TK、AN、AP、AK 含量及 C∶P 比高于 PAFP 和 MADP，PAFP 的土壤 SWC、TN、TP 和 N∶P 比高于 MADP 和 PDOP，而 MADP 的土壤因子大多处于中低水平（表 3）。

表 3 不同林分的土壤性质

Table 3 Soil properties of different plantations

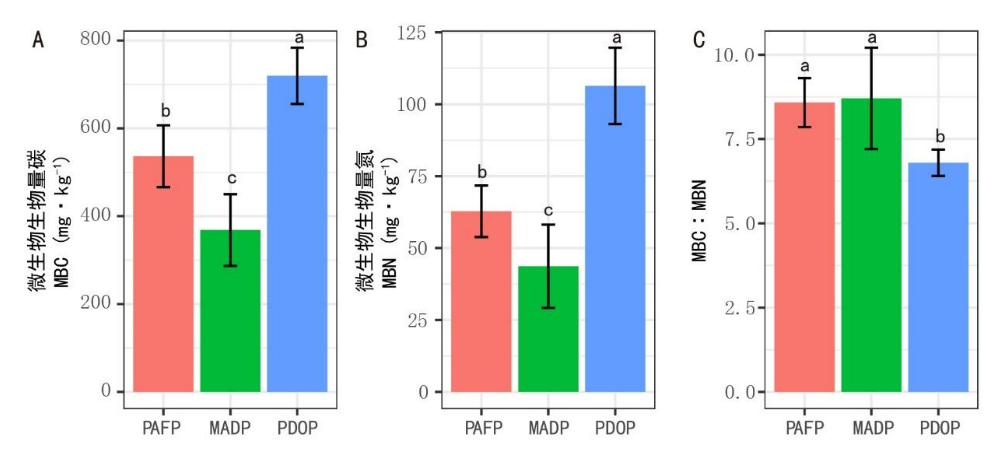
变量 Variable	PAFP	MADP	PDOP
SWC (%)	36.32±2.12a	35.91±3.70a	35.15±3.29a
SBD ($g·cm^{-3}$)	1.25±0.03a	1.28±0.09a	1.28±0.06a
pH	7.42±0.12a	6.53±0.31b	7.28±0.36a
SOC ($g·kg^{-1}$)	29.32±2.12a	28.77±4.61a	25.36±3.88a
TN ($g·kg^{-1}$)	2.95±0.25a	2.76±0.33a	2.69±0.37a
TP ($g·kg^{-1}$)	1.17±0.23a	0.98±0.50a	1.00±0.35a
TK ($g·kg^{-1}$)	10.45±2.78a	10.35±1.46a	10.55±1.51a
AN($mg·kg^{-1}$)	30.03±6.75a	32.36±10.91a	39.35±6.53a
AP ($mg·kg^{-1}$)	14.16±3.94a	13.50±3.42a	15.78±4.21a
AK ($mg·kg^{-1}$)	68.14±13.85a	77.69±13.30a	83.50±13.64a
C：N	9.16±0.52b	9.95±0.37ab	10.67±0.30a
C：P	30.22±11.88a	25.96±6.62a	32.10±12.25a
N：P	3.33±1.35a	2.62±0.72a	2.99±1.10a
NO_3^--N ($mg·kg^{-1}$)	4.87±1.01b	2.53±0.90c	13.42±3.84a
NH_4^+-N ($mg·kg^{-1}$)	25.16±5.83b	29.83±10.46a	25.93±4.09b
CEC ($cmol·kg^{-1}$)	23.40±2.45a	26.34±2.20a	20.01±3.44b
ECa ($cmol·kg^{-1}$)	23.50±2.91a	26.46±5.31a	19.94±2.41b
EMg ($cmol·kg^{-1}$)	10.14±0.81a	1.99±0.44c	5.94±3.60b

注：**AN**. 有效氮；**C：N**. 土壤有机碳与全氮含量之比；**C：P**. 土壤有机碳与全磷含量之比；**N：P**. 土壤全氮与全磷含量之比。

Note: **AN**. Soil available nitrogen; **C：N**. Ratio of soil organic carbon to total nitrogen; **C：P**. Ratio of soil organic carbon to total phosphorus; **N：P**. Ratio of soil total nitrogen to total phosphorus.

2.2 不同人工林土壤微生物生物量

土壤微生物生物量测定表明，三种人工林土壤微生物生物量碳（microbial biomass carbon, MBC）含量介于 368.46~719.61 $mg·kg^{-1}$ 之间，微生物生物量氮（microbial biomass nitrogen, MBN）含量介于 43.68~106.39 $mg·kg^{-1}$ 之间，微生物生物量碳氮比（MBC：MBN）介于 6.80~8.71 之间（图 2）。PDOP 的土壤 MBC 和 MBN 含量显著高于 PAFP 和 MADP，PAFP 显著高于 MADP（P<0.05）。相反，PAFP 和 MADP 的土壤 MBC：MBN 比值显著高于 PDOP（P<0.05），PAFP 和 MADP 之间差异不显著（P>0.05）（图 2）。



不同小写字母表示不同林分间差异显著（P<0.05）。下同。

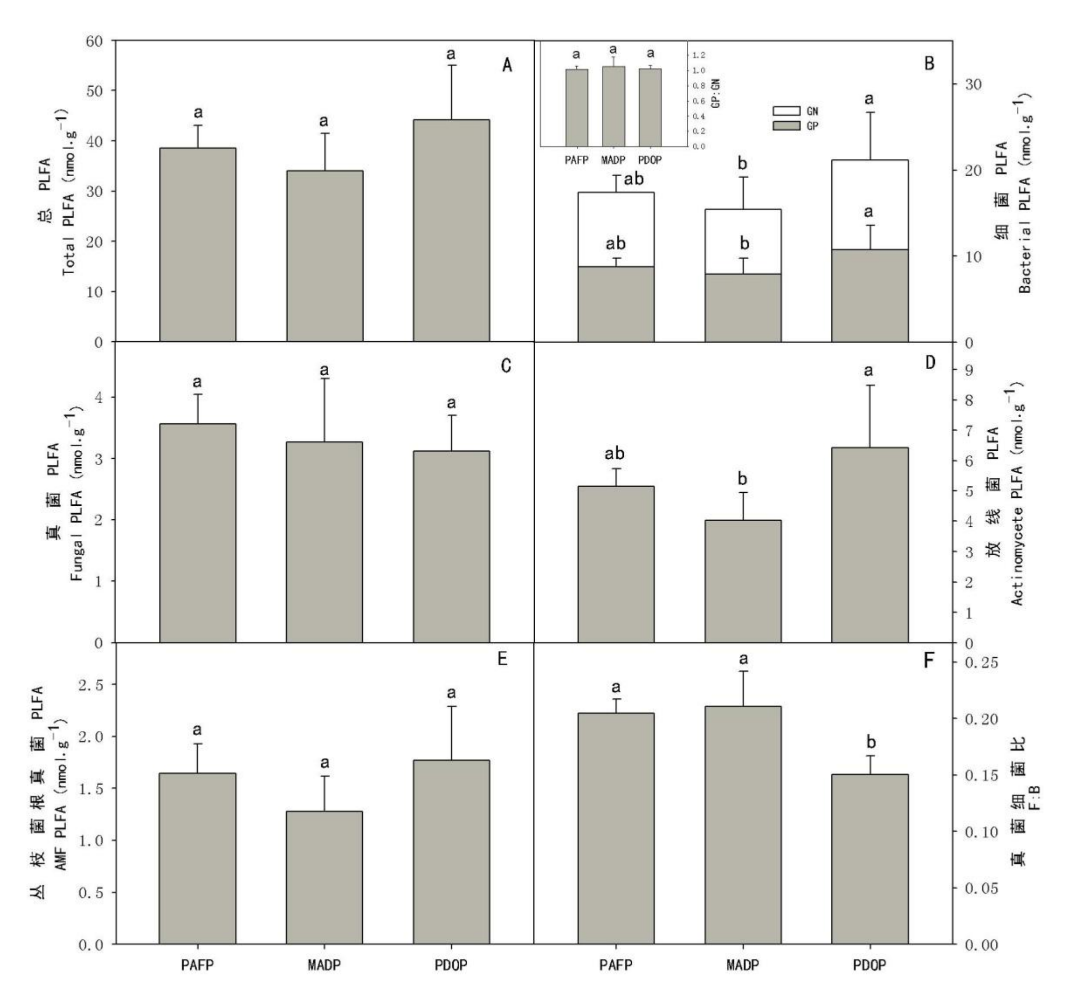
Different lowercase letters indicate significant differences among different plantations (P<0.05). The same below.

图 2 不同林分的土壤微生物生物量碳、氮

Fig.2 Soil microbial biomass carbon and nitrogen of different plantations

2.3 不同人工林土壤微生物群落磷脂脂肪酸含量

磷脂脂肪酸（PLFA）含量分析结果表明（图 3），三种人工林的真菌（F）PLFA、丛枝菌根真菌（AMF）PLFA 和总磷脂脂肪酸（tPLFA）含量无显著差异（P>0.05），但不同人工林的细菌（B）、革兰氏阳性菌（GP）、革兰氏阴性菌（GN）、放线菌（ACT）、真菌细菌比（F∶B）的含量存在显著差异（图 3）。土壤 B、ACT、AMF 和 tPLFA 含量的变化规律一致，都表现为 PDOP 高于 PAFP 和 MADP，PAFP 高于 MADP。PDOP 的土壤 B、GP、GN、ACT 的 PLFA 含量显著高于 MADP（P<0.05），而 F∶B 比值显著低于 PAFP 和 MADP，其余差异不显著（图 3）。



GP. 革兰氏阳性菌；**GN**. 革兰氏阴性菌；**AMF**. 丛枝菌根真菌；**F**. 真菌；**B**. 细菌。下同。

GP. Gram-positive bacteria; **GN**. Gram-negative bacteria; **AMF**. Arbuscular mycorrhizal fungi; **F**. Fungi; **B**. Bacteria. The same below.

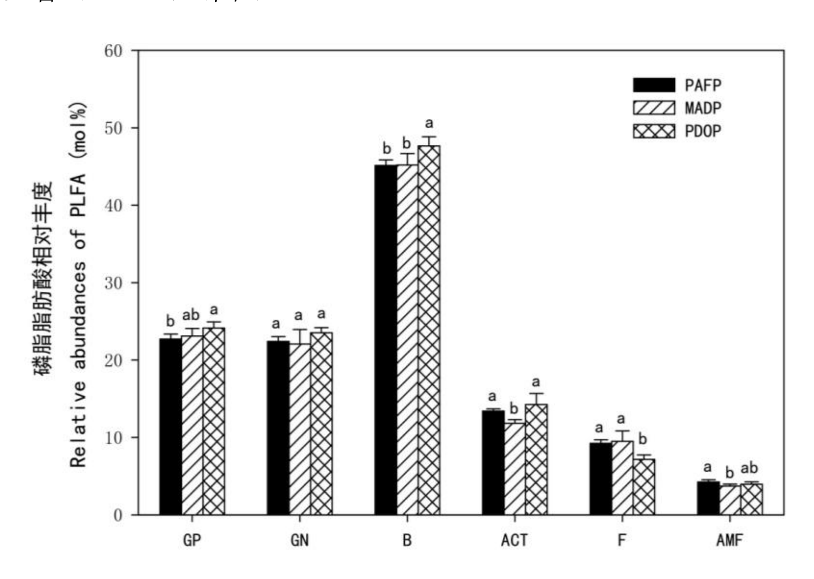
图 3 不同林分土壤微生物 PLFA 含量

Fig.3 Soil microbial PLFA contents of different plantations

2.4 不同人工林土壤微生物群落结构

PLFA相对丰度分析结果表明（图4），三种人工林土壤中，均以细菌（GP、GN）占主导地位，其次是ACT和真菌群落，AMF群落极小。不同人工林土壤微生物群落结构存在差异。PDOP土壤细菌的相对丰度显著高于PAFP和MADP，GP显著高于PAFP（P<0.05），与

MADP差异不显著，PAFP与MADP差异也不显著（*P*>0.05）；PDOP的GN高于PAFP和MADP，但差异不显著（*P*>0.05）。MADP的土壤ACT的相对丰度显著低于PAFP和PDOP（*P*<0.05），后两者差异不显著（*P*>0.05）。PDOP土壤真菌的相对丰度显著低于PAFP和MADP（*P*<0.05），PAFP与MADP差异不显著（*P*>0.05）。AMF却表现为MADP显著低于PAFP（*P*<0.05），而与PDOP差异不显著（*P*>0.05）（图4）。



ACT. 放线菌。下同。

ACT. Actinomycetes. The same below.

图 4 不同林分土壤微生物功能群的磷脂脂肪酸相对丰度

Fig. 4 Relative abundance of soil microbial functional groups PLFA in different plantations

2.5 不同人工林土壤理化性质与微生物群落结构的关系

相关分析表明，土壤微生物群落中，B、F、ACT、AMF、GP 和 GN、tPLFA 含量与土壤 pH（F 除外）、TN（ACT 除外）、MBC 和 MBN（F 除外）含量呈显著或极显著正相关，与 CEC（F 除外）呈显著或极显著负相关（*P*<0.05 或 *P*<0.01）（表 4）。此外，F 与 SWC、SOC 呈显著或极显著正相关（*P*<0.05 或 *P*<0.01），ACT、AMF 的 PLFA 含量与 EMg 含量呈显著正相关（*P*<0.05），F∶B 与 C∶N、CEC、ECa 和 MBC∶MBN 呈显著或极显著正相关，而与 MBC 和 MBN 为显著或极显著负相关（*P*<0.05 或 *P*<0.01）。GP∶GN 则表现为与土壤 C∶P 呈显著正相关（*P*<0.05）（表 4）。其余组分与变量间相关不显著（*P*>0.05）。

表 4 土壤微生物 PLFA 含量与微生物生物量和环境因子的相关分析

Table 4 Correlation analysis of soil microbial PLFA contents with microbial biomass and environmental factors

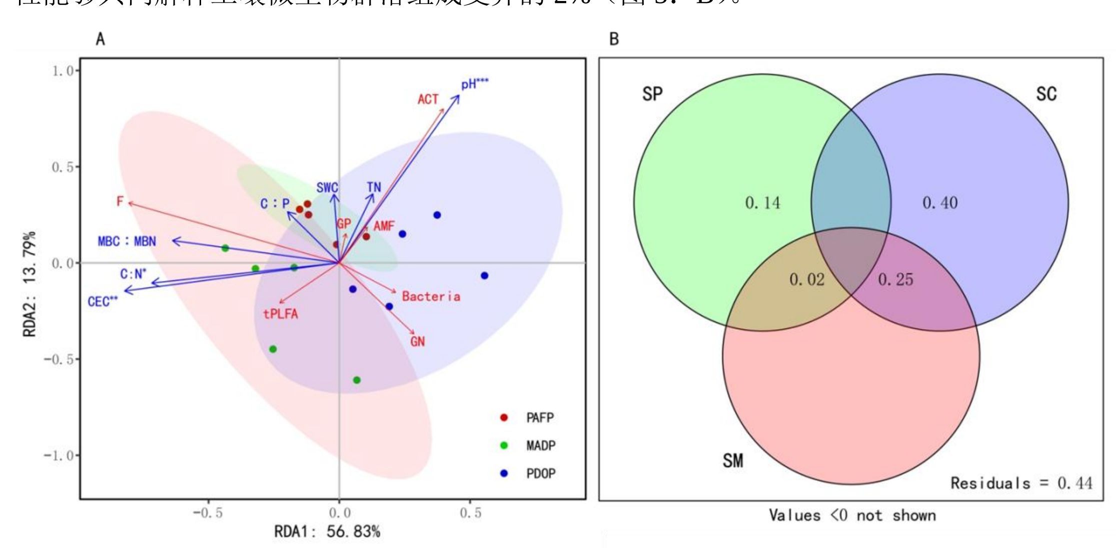
变量 Variable	tPLFA	B	F	ACT	AMF	GN	GP	F∶B	GP∶GN
SWC	0.394	0.381	0.545*	0.321	0.417	0.379	0.378	0.139	0.061
SBD	-0.319	-0.305	-0.389	-0.309	-0.302	-0.274	-0.331	-0.068	-0.267
pH	0.650**	0.625*	0.457	0.739**	0.690**	0.602*	0.638*	-0.229	0.088
SOC	0.3281	0.2844	0.705**	0.173	0.332	0.273	0.292	0.348	0.048
TN	0.568*	0.542*	0.664**	0.473	0.574*	0.534*	0.542*	-0.004	-0.031
TP	0.159	0.144	0.053	0.137	0.291	0.206	0.080	-0.147	-0.486
C∶N	-0.256	-0.297	0.284	-0.393	-0.249	-0.305	-0.285	0.647**	0.138
C∶P	0.055	0.060	0.219	0.038	-0.109	-0.017	0.134	0.190	0.559*

N：P	0.099	0.115	0.113	0.121	-0.065	0.043	0.184	0.012	0.497
AN	0.363	0.388	0.094	0.461	0.265	0.343	0.426	-0.242	0.408
AP	0.216	0.225	-0.019	0.281	0.285	0.243	0.204	-0.186	0.002
CEC	-0.552*	-0.574*	0.024	-0.652**	-0.541*	-0.587*	-0.552*	0.709**	0.259
ECa	-0.318	-0.353	0.240	-0.417	-0.322	-0.391	-0.310	0.703**	0.464
EMg	0.483	0.450	0.362	0.563*	0.599*	0.465	0.428	-0.143	-0.194
MBC	0.546*	0.574*	0.086	0.645**	0.531*	0.566*	0.573*	-0.576*	-0.031
MBN	0.523*	0.567*	-0.008	0.622*	0.473	0.563*	0.563*	-0.667**	-0.087
MBC：MBN	-0.322	-0.371	0.134	-0.390	-0.264	-0.390	-0.348	0.590*	0.291

注：**GP**. 革兰氏阳性菌；**GN**. 革兰氏阴性菌；**AMF**. 丛枝菌根真菌；**F**. 真菌；**B**. 细菌；**ACT**. 放线菌。*****表示显著相关（*P*<0.05）；******表示极显著相关（*P*<0.01）。下同。

Note: **GP**. Gram-positive bacteria; **GN**. Gram-negative bacteria; **AMF**. Arbuscular mycorrhizal fungi; **F**. Fungi; **B**. Bacteria; **ACT**. Actinomycetes. ***** indicates significant correlation (*P*<0.05); ****** indicates extremely significant correlation (*P*<0.01). The same below.

以土壤微生物功能群组成为响应变量，土壤因子为解释变量进行 RDA 分析，结果表明，第一、二主成分轴分别能解释土壤微生物群落组成变异的 56.83%、13.79%（图 5：A）。经蒙特卡洛检验，pH、TN、C：N、C：P、CEC、SWC、MBC：MBN 等 7 个影响土壤微生物群落组成的因子被选入最优模型，pH、CEC、C：N 是影响土壤微生物群落组成的最主要影响因子（表 5）。pH 显著影响 ACT、AMF、GP，CEC 与 C：N 则显著影响 F 及 tPLFA。方差分解分析表明，土壤微生物群落组成变异的主要影响因素来自土壤化学性质的独立效应（解释率为 40%）、土壤化学性质和微生物特性的叠加效应（解释率为 25%）；土壤物理性质的独立效应可以解释土壤微生物群落组成变异的 14%，而土壤物理性质和土壤微生物特性能够共同解释土壤微生物群落组成变异的 2%（图 5：B）。



* 表示 *P*<0.05； ** 表示 *P*<0.01； *** 表示 *P*<0.001；**SP**. 土壤物理性质；**SC**. 土壤化学性质；**SM**. 土壤微生物特性。

* indicates *P*<0.05; ** indicates *P*<0.01; *** indicates *P*<0.001; **SP**. Soil physical properties; **SC**. Soil chemistry properties; **SM**. Soil microbial properties.

图 5 土壤微生物群落与土壤理化因子的冗余分析及方差分解

Fig. 5 Redundancy analysis and variance partitioning analysis of soil microbial community and soil physicochemical factors

表 5 林分土壤因子与排序轴的相关性

Table 5 Correlation of soil variables and ordinate axes in different plantations

变量 Variable	RDA1	RDA2	r^2	P
pH	0.490	0.872	0.835	0.001
TN	0.372	0.928	0.124	0.430
C：N	-0.983	-0.184	0.447	0.028
C：P	-0.592	0.806	0.088	0.563
CEC	-0.977	-0.212	0.593	0.010
SWC	-0.014	1.000	0.106	0.519
MBC：MBN	-0.991	0.136	0.348	0.074

3 讨论与结论

3.1 植被修复树种和类型对土壤微生物生物量碳、氮含量的影响

树种组成和林分类型的改变可能显著影响土壤中有机物的输入量和质量，进而影响土壤微生物生物量（Santos et al., 2018）。大量的研究表明，喀斯特地区自然与人工植被修复对土壤微生物生物量的影响研究结果并不一致（刘玉杰等，2011；叶莹莹等，2015）。在桂西北喀斯特峰丛洼地，对草丛、灌木林、次生林和原生林的自然修复序列研究表明，土壤 MBC 和 MBN 均表现为灌木林>原生林>次生林>草丛（叶莹莹等，2015），而在邻近的贵州茂兰喀斯特地区，却表现为原生林>灌木林>次生林>草丛（刘玉杰等，2011）。卢成阳等（2013）在桂西北喀斯特峰丛洼地原生林、次生林、人工林、农作区的研究表明，土壤 MBC 和 MBN 的大小序列均表现为原生林>次生林>人工林>农作区。卢晓强等（2015）的研究结果与之相似，为原生林>次生林>竹林>马尾松人工林>草地。这与植被自然修复过程中，人为干扰少，原生林和次生林每年归还土壤的凋落物量大，给土壤微生物提供了丰富的碳源，因而能显著提高微生物的活性（刘玉杰等，2011）；而人工植被修复过程中，人工林树种组成较为单一，凋落物数量和质量不如原生林和次生林，施肥、翻耕等人为干扰也对土壤理化性质造成影响，进而影响土壤微生物活性（卢晓强等，2015）。在本研究中，PDOP 的土壤 MBC 和 MBN 显著高于 PAFP。这一结果说明，不同树种对喀斯特地区土壤微生物生物量的影响是不同的，与顶果木相比，降香黄檀有利于提高土壤微生物生物量。本研究还发现，MADP 土壤微生物生物量显著低于 PAFP 和 PDOP，这与酸性土地区马尾松×红锥混交林土壤 MBC 和 MBN 含量均显著高于马尾松纯林和红锥纯林的研究结果不一致（Wu et al., 2019）。究其原因，顶果木与降香黄檀混交，两者都属于豆科落叶阔叶树种，凋落物的互补性弱，同质性强，两者混交可能影响功能微生物的多样性，从而使混交的正效应难以体现，因而混交林土壤 MBC 和 MBN 含量不如纯林；而马尾松针叶树种与红锥阔叶树种混交，凋落物的互补性强，有效改善凋落物的数量和质量，因而有利于提高混交林土壤 MBC 和 MBN 含量（Wu et al., 2019）。本研究结果从土壤微生物生物量视角为喀斯特峰丛洼地石漠化植被修复中的树种和林分类型的选择提供了理论依据。

3.2 植被修复树种和类型对土壤微生物群落的影响

土壤微生物群落主要由细菌（革兰氏阳性菌、革兰氏阴性菌）、真菌（腐生真菌、丛枝菌根真菌）、放线菌等组成。土壤微生物群落通过参与土壤有机质分解、矿化等过程影响土壤养分循环、调节和指示土壤功能（Huang et al., 2014; Santos et al., 2018）。植被修复树种和类型是影响土壤微生物群落的重要因素。魏安琪等（2019）研究表明，山西吉县刺槐和油松人工林的细菌、放线菌、革兰氏阳性菌、丛枝菌根真菌和总 PLFA 含量显著高于荒草地。有

研究表明，在喀斯特区域，与玉米-大豆轮作的农地相比，采用香椿人工林、桂牧 1 号杂交象草、任豆套种桂牧 1 号杂交象草三种植被恢复方式均能显著提高革兰氏阳性菌、革兰氏阴性菌、放线菌、真菌、丛枝菌根真菌及总 PLFA 的含量（Li et al., 2018）。在本研究中，PDOP 土壤细菌、放线菌、丛枝菌根真菌及总 PLFA 含量均高于 PAFP 和 MADP，而且 PDOP 的土壤细菌和放线菌显著高于 MADP，这说明三种人工林对土壤微生物群落的影响并不一致，这与三种林分树种组成、凋落物数量和质量不同有关。

土壤 F∶B 比值通常用来评价土壤微生物群落中真菌与细菌生物量的变化及土壤生态系统的稳定性（Boyle-Yarwood et al., 2008）。土壤 F∶B 比值较大时，较高的真菌 C∶N（真菌和细菌的 C∶N 分别为 10 和 4）使得真菌被食真菌动物分解后，土壤中氮底物水平较低，矿化速率较小。同时，较大的 F∶B 比值使得真菌生物量以及真菌菌丝体增多，与土壤有效养分的接触面积增大，土壤养分元素的流失减少，因而土壤生态系统越来越稳定（de Vries et al., 2006; Bardgett et al., 1999; Bardgett & McAlister, 1999）。罗达等（2014）在酸性土地区的研究认为，与纯林相比，格木与马尾松混交林的土壤 F∶B 比值增大，认为混交更有利于提高土壤生态系统的稳定性。在本研究中，MADP 土壤 F∶B 比值显著高于 PDOP，而与 PAFP 无显著差异，再次表明酸性土地区混交林的效应与喀斯特钙质土地区明显不同，这可能与本研究中两个树种的生长速度、凋落物数量和质量的不同有关（卢晓强等，2015；薛世玉等，2021）。从本研究三种人工林的土壤微生物生物量及微生物群落结构来看，在喀斯特地区 MADP 并未显示出酸性土地区混交林提高土壤微生物生物量、改善土壤微生物群落结构的优势，但混交林的 F∶B 比值最高，更有利于提高土壤生态系统的稳定性。

3.3 土壤微生物群落的主要影响因子

前人研究发现，不同植被类型、不同树种及其组合可能对基质的数量和质量、根际化学和其他土壤性质产生不同的影响（Russell et al., 2007; Frouz et al., 2013），从而诱导不同的土壤微生物群落（Prescott & Grayston, 2013）。本研究的冗余度分析表明，pH、CEC、C∶N 是影响土壤微生物群落组成的最主要因子。土壤 pH 值是影响微生物生长和活性的一个重要因素，对土壤微生物生物量和微生物群落结构有显著影响（Hackl et al., 2004; Clark et al., 2009; 张地等，2012）。本研究中，在喀斯特峰丛洼地钙质土地区，细菌、放线菌、总 PLFA 均随土壤 pH 值增加而增加（表 4），这与 Cao et al.（2009）在南亚热带桉树人工林中的研究结果相一致，而与罗达等（2014）在酸性土地区对马尾松、格木纯林与混交林的研究不一致，这说明土壤微生物群落与 pH 之间的相关关系可能因土壤类型、林分类型的不同而有所差异。土壤微生物群落与土壤氮含量呈极显著相关，说明土壤氮是影响微生物生长和发育的重要因素（张莉等，2012）。本研究中，PDOP 适中的 pH，较高的 AN、AP、AK 含量，从而维持了较高的微生物生物量；除了真菌 PLFA 含量外，CEC 与其他土壤微生物结构组份呈显著或极显著负相关关系，PDOP 较低的 CEC 含量也有利于增强微生物生物量。本研究还发现，固氮树种人工林显著提高了土壤速效磷含量，而土壤速效磷与土壤真菌 PLFA 呈显著负相关关系，是土壤微生物群落组成差异的主要驱动因子。在钙质岩溶土壤中，钙对磷的强烈吸附和沉淀会导致磷的限制（Hinsinger, 2001），因此磷的有效性是影响植被恢复的主要限制因素之一（Zhang et al., 2015）。将豆科植物引入喀斯特生态系统，能够通过生物固氮作用提高氮素有效性，而生物固氮与磷获取是相关的（Tian et al., 2020）。固氮豆科植物对阳离子的吸收多于阴离子，并从根部释放质子引起根际酸化，增加磷矿物的溶解（Tang, 1998; Hinsinger, 2001），提高钙质土壤磷的有效性（Aguilar & van Diest, 1981; Richardson et al., 2009），从而加速土壤微生物群落和退化土地的恢复（Wang et al., 2019）。

参考文献：

AGUILAR SA, van DIEST A, 1981. Rock-phosphate mobilization induced by the alkaline uptake

pattern of legumes utilizing symbiotically fixed nitrogen[J]. Plant Soil, 61(1): 27-41.

ASMELASH F, BEKELE T, BIRHANE E, 2016. The potential role of arbuscular mycorrhizal fungi in the restoration of degraded lands[J]. Front Microbiol, 7: 1095. doi: 1010.3389/fmicb.2016.01095.

BAI YH, ZHA X, CHEN SF, 2020. Effects of the vegetation restoration years on soil microbial community composition and biomass in degraded lands in Changting County, China[J]. J For Res, 31(4): 1295-1308.

BAO SD, 2000. Soil agrochemical analysis [M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press: 22-176. [鲍士旦，2000. 土壤农化分析 [M]. 3 版. 北京：中国农业出版社：22-173.]

BARDGETT RD, MAWDSLEY JL, EDWARDS S, et al., 1999. Plant species and nitrogen effects on soil biological properties of temperate upland grasslands[J]. Funct Ecol, 13(5): 650-660.

BARDGETT RD, MCALISTER E, 1999. The measurement of soil fungal: Bacterial biomass ratios as an indicator of ecosystem self-regulation in temperate meadow grasslands[J]. Biol Fert Soils, 9(3): 282-290.

BARDGETT RD, VAN DER PUTTEN WH, 2014. Belowground biodiversity and ecosystem functioning[J]. Nature, 515(7528): 505-511.

BOYLE-YARWOOD SA, BOTTOMLEY PJ, MYROLD DD, 2008. Community composition of ammonia-oxidizing bacteria and archaea in soils under stands of red alder and Douglas fir in Oregon[J]. Environ Microbiol, 10(11): 2956-2965.

BROOKES PC, POWLSON DS, JENKINSON DS, 1982. Measurement of microbial biomass phosphorus in soil[J]. Soil Biol Biochem, 14(4): 319-329.

CAO YS, FU SL, ZOUXM, et al., 2009. Soil microbial community composition under Eucalyptus plantations of different age in subtropical China[J]. Eur J Soil Biol, 46(2): 128-135.

CLARK JS, CAMPBELL JH, GRIZZLE H, 2009. Soil microbial community response to drought and precipitation variability in the Chihuahuan desert[J]. Microbial Ecol, 57(2): 248-260.

DE VRIES FT, HOFFLAND E, EEKEREN NV, 2006. Fungal/bacterial ratios in grasslands with contrasting nitrogen management[J]. Soil Biol Biochem, 38(8): 2092-2103.

FAN Z, LU S, LIU S, et al., 2019. Changes in plant rhizosphere microbial communities under different vegetation restoration patterns in karst and non-karst ecosystems[J]. Sci Rep, 9(1): 1-12.

FROSTEGÅRD Å, TUNLID A, BÅÅTH E, 1991. Microbial biomass measured as total lipid phosphate in soils of different organic content[J]. J Microbial Meth, 14(3): 151-163.

FROUZ J, LIVEČKOVÁ M, ALBRECHTOVÁ J, et al., 2013. Is the effect of trees on soil properties mediated by soil fauna? A case study from post-mining sites[J]. For Ecol Manage, 309: 87-95.

GUAN HL, FAN JW, 2020. Effects of vegetation restoration on soil quality in fragile karst ecosystems of southwest China[J]. PeerJ, 8: e9456, doi: 10.7717/peerj.9456.

HACKL E, PFEFFER M, DONAT C, et al., 2004. Composition of the microbial communities in the mineral soil under different types of natural forest[J]. Soil Biol Biochem, 37(4): 661-671.

HE QT, LU PL, 2006. Rocky desertification and its preventive strategies in Karst region of China[J]. J Beijing For Univ, 28(1): 117-120.[贺庆棠，陆佩玲，2006. 中国岩溶山地石漠化问题与对策研究[J]. 北京林业大学学报，28(1)：117-120.]

HE XY, WANG KL, ZHANG W, et al., 2008. Positive correlation between soil bacterial metabolic and plant species diversity and bacterial and fungal diversity in a vegetation succession on

karst[J]. Plant Soil, 307(1-2): 123-134.

HINSINGER P, 2001. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review[J]. Plant Soil, 237(2): 173-195.

HU PL, XIAO J, ZHANG W, et al., 2020. Response of soil microbial communities to natural and managed vegetation restoration in a subtropical karst region[J]. Catena, 195, https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.104849.

HUANG XM, LIU SR, WANG H, et al., 2014. Changes of soil microbial biomass carbon and community composition through mixing nitrogen-fixing species with *Eucalyptus urophylla* in subtropical China[J]. Soil Biol Biochem, 73: 42-48.

JIANG ZC, LIAN YQ, QIN XQ, 2014. Rocky desertification in southwest China: impacts, causes, and restoration[J]. Earth-SCI Rev, 132: 1-12.

LI DJ, WEN L, JIANG S, et al., 2018. Responses of soil nutrients and microbial communities to three restoration strategies in a karst area, Southwest China[J]. J Environ Manage, 207: 456-464.

LI XK, HE CX, TANG JS, et al., 2008. Evolution and ecological processes of karst ecosystem of Guangxi[J]. Guangxi Sci, 15(1): 80-86.[李先琨，何成新，唐建生，等，2008. 广西岩溶山地生态系统特征与恢复重建[J]. 广西科学，15(1)：80-86.]

LIANG YM, HE XY, CHEN CY, et al., 2015. Influence of plant communities and soil properties during natural vegetation restoration on arbuscular mycorrhizal fungal communities in a karst region[J]. Ecol Eng, 82: 57-65.

LIU YJ, WANG SJ, LIU XM, et al., 2011. Research on soil microbial biomass carbon and nitrogen at the different stages of vegetation success in the Maolan karst area[J]. Earth Environ, 39(2): 188-195. [刘玉杰，王世杰，刘秀明，等，2011. 茂兰喀斯特植被演替中土壤微生物量碳氮研究[J]. 地球与环境，39(2)：188-195.]

LU CY, PENG WX, SONG TQ, et al., 2013. Coupling relationships between soil microbe and soil nutrient under different ecosystems in depression between karst hills[J]. Chin J Ecol, 32(3): 522-528.[卢成阳，彭晚霞，宋同清，等，2013. 喀斯特峰丛洼地不同生态系统土壤微生物与养分的耦合关系[J]. 生态学杂志，32(3)：522-528.]

LU XQ, YANG WX, XI MY, et al., 2015. Effects of different vegetation recovery types on soil chemical and microbial biomass properties in Maolan karst region[J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 39(5): 73-80. [卢晓强，杨万霞，奚月明，等，2015. 喀斯特地区不同植被恢复类型对土壤化学及微生物生物量的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版)，39(5)：73-80.]

LUO D, SHI ZM, TANG JC, et al., 2014. Soil microbial community structure of monoculture and mixed plantation stands of native tree species in south subtropical China[J]. Chin J Appl Ecol, 25(9): 2543-2550. [罗达，史作民，唐敬超，等，2014. 南亚热带乡土树种人工纯林及混交林土壤微生物群落结构[J]. 应用生态学报，25(9)：2543-2550.]

MA YL, 2015. Dynamics analysis of rocky desertification of karst area in Nanning[D]. Nanning: Guangxi University: 1-50. [马一琳，2015. 南宁市岩溶地区石漠化动态分析[D]. 南宁：广西大学：1-50.]

PEREIRA APA, DURRER A, GUMIERE T, et al., 2019. Mixed *Eucalyptus* plantations induce changes in microbial communities and increase biological functions in the soil and litter layers[J]. For Ecol Manage, 433: 332-342.

PRESCOTT CE, GRAYSTON SJ, 2013. Tree species influence on microbial communities in litter and soil: current knowledge and research needs[J]. For Ecol Manage, 309: 19-27.

QI XK, WANG KL, ZHANG CH, 2013. Effectiveness of ecological restoration projects in a karst region of southwest China assessed using vegetation succession mapping[J]. Ecol Eng, 54: 245-253.

RICHARDSON AE, BAREA JM, MCNEILL AM, et al., 2009. Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms[J]. Plant Soil, 321(1-2): 305-339.

RUSSELL AE, RAICH JW, VALVERDE-BARRANTES OJ, et al., 2007. Tree species effects on soil properties in experimental plantations in tropical moist forest[J]. Soil Sci Soc Am J, 71(4): 1389-1397.

SANTOS FM, BALIEIRO FDC, FONTES MA, et al., 2018. Understanding the enhanced litter decomposition of mixed-species plantations of *Eucalyptus* and *Acacia mangium*[J]. Plant Soil, 423(1): 141-155.

TANG C, 1998. Factors affecting soil acidification under legumes I. Effect of potassium supply[J]. Plant Soil, 199(2): 275-282.

TIAN JH, LU X, CHEN QQ, et al., 2020. Phosphorus fertilization affects soybean rhizosphere phosphorus dynamics and the bacterial community in karst soils[J]. Plant Soil, https://doi.org/10.1007/s11104-020-04662-6.

VANCE ED, BROOKES PC, JENKINSON DS, et al., 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C[J]. Soil Biol Biochem, 19(6): 703-707.

WANG KL, ZHANG CH, CHEN HS, et al., 2019. Karst landscapes of China: patterns, ecosystem processes and services[J]. Landscape Ecol, 34(12): 2743-2763.

WEI AQ, WEI TX, LIU HY, et al., 2019. PLFA analysis of soil microorganism under *Robinia pseudoacacia* and *Pinus tabuliformis* plantation in loess area[J]. J Beijing For Univ, 41(4): 88-98. [魏安琪，魏天兴，刘海燕，等，2019. 黄土区刺槐和油松人工林土壤微生物 PLFA 分析[J]. 北京林业大学学报，41(4)：88-98.]

WEI Y, YU LF, ZHANG JC, et al., 2011. Relationship between vegetation restoration and soil microbial characteristics in degraded karst regions: A case study[J]. Pedosphere, 21(1): 132-138.

WEN YG, LEI LQ, ZHU HG, et al., 2013. Community characteristics in a chronosequence of karst vegetation in Mashan County, Guangxi [J]. Acta Ecol Sin, 33(18): 5723-5730.[温远光，雷丽群，朱宏光，等，2013. 广西马山岩溶植被年龄序列的群落特征[J]. 生态学报，33(18)：5723-5730.]

WEN YG, ZHANG J, YAN L, et al., 2015. Restoring ecosystem carbon sequestration through legume species afforestation: A case study for karst de-sertification restoration[J]. Guangxi Sci, 22(6): 573-577. [温远光，张健，严理，等，2015. 豆科植物对石漠化土地生物碳固持能力的影响[J]. 广西科学，22(6)：573-577.]

WU WX, ZHOU XG, WEN YG, et al., 2019. Coniferous-broadleaf mixture increases soil microbial biomass and functions accompanied by improved stand biomass and litter production in subtropical China[J]. Forests, 10: 879, doi: 10.3390/f10100879.

XUE SY, LI XF, HUO JY, et al., 2021. Litter fall and its nutrient content in *Santalum album-Dalbergia odorifera* mixed plantation under different management regimes[J]. Chin J Appl Environ Biol, doi: 10.19675/j.cnki.1006-687x.2020.04012. [薛世玉，李小飞，郭俊誉，等，2021. 不同管理措施下檀香-降香黄檀混交林凋落物特征[J]. 应用与环境生物学报，doi: 10.19675/j.cnki.1006-687x.2020.04012]

YAN YJ, DAI QH, HU G, et al., 2020. Effects of vegetation type on the microbial characteristics of the fissure soil-plant systems in karst rocky desertification regions of SW China[J]. Sci Total Envir, 712, https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.136543.

YAO XY, LI YF, LIAO LN, et al., 2019. Enhancement of nutrient absorption and interspecific nitrogen transfer in a *Eucalyptus urophylla* × *Eucalyptus grandis* and *Dalbergia odorifera* mixed plantation [J]. Forest Ecol Manage, 449, https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117465.

YE YY, LIU SJ, ZHANG W, et al., 2015. Dynamics of soil microbial biomass and soil enzyme activity along a vegetation restoration gradient in a karst peak-cluster depression area[J]. Acta Ecol Sin, 35(21): 6974-6982.[叶莹莹，刘淑娟，张伟，等，2015. 喀斯特峰丛洼地植被演替对土壤微生物生物量碳、氮及酶活性的影响[J]. 生态学报，35(21)：6974-6982.]

YOU YM, HUANG XM, ZHU HG, et al., 2018. Positive interactions between *Pinus massoniana* and *Castanopsis hystrix* species in the uneven-aged mixed plantations can produce more ecosystem carbon in subtropical China[J]. For Ecol Manage, 410: 193-200.

YU LF, ZHU SQ, YE JZ, et al., 2002. Dynamics of a degraded karst forest in the process of natural restoration[J]. Sci Silv Sin, 38(1): 1-7. [喻理飞，朱守谦，叶镜中，等，2002. 退化喀斯特森林自然恢复过程中群落动态研究[J]. 林业科学，38(1)：1-7.]

YUAN DX, 2005. The development of modern karstology in my country[J]. Bull Natl Nat Sci Found Chin, 3: 139-141. [袁道先，2005. 现代岩溶学在我国的发展[J]. 中国科学基金，3：139-141.]

ZHANG W, ZHAO J, PAN FJ, et al., 2015. Changes in nitrogen and phosphorus limitation during secondary succession in a karst region in southwest China[J]. Plant Soil, 391(1): 77-91.

ZHANG D, ZHANG YX, QU LY, et al., 2012. Effects of altitude on soil microbial community in *Quercus liaotungensis* forest[J]. Chin J Appl Ecol, 23(8): 2041-2048. [张地，张育新，曲来叶，等，2012. 海拔对辽东栎林地土壤微生物群落的影响[J]. 应用生态学报，23(8)：2041-2048.]

ZHANG L, DANG J, LIU W, et al., 2012. Effects of continuous enclosure and fertilization on soil microbial community structure in alpine meadow[J]. Chin J Appl Ecol, 23(11): 3072-3078. [张莉，党军，刘伟，等，2012. 高寒草甸连续围封与施肥对土壤微生物群落结构的影响[J]. 应用生态学报，23(11)：3072-3078.]